



Трансформация экосистем Ecosystem Transformation www.ecosysttrans.com

Макробеспозвоночные пульсирующих озер Монголии

А.А. Прокин^{1,2*}, А.И. Цветков¹, Д.Г. Селезнёв¹,
А.С. Сажнев¹

¹ Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742, Россия, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, д. 101

² Череповецкий государственный университет, 162600, Россия, Вологодская обл., г. Череповец, пр-т Луначарского, д. 5

*prokina@mail.ru

Поступила в редакцию: 28.03.2019

Принята к печати: 02.04.2019

Опубликована онлайн: 16.08.2019

DOI: 10.23859/estr-190328

УДК 574.587; 574.584

URL: http://www.ecosysttrans.com/publikatsii/detail_page.php?ID=134

ISSN 2619-094X Print

ISSN 2619-0931 Online

Описана динамика водности пульсирующих озер Орог и Тацын-Цаган в Долине Озер (Западная Монголия) в период 2010–2018 гг. Показано, что оз. Орог перешло к влажному периоду водности в своем многолетнем цикле, а в оз. Тацын-Цаган продолжается переходный период водности, который ранее составлял 2–4 года. Описаны видовое богатство и многолетние изменения видового состава и количественных характеристик макрозообентоса и макрозоофитоса оз. Орог, макрозообентоса и нектона оз. Тацын-Цаган. В оз. Орог выявлено 27 видов макробеспозвоночных, в оз. Тацын-Цаган – 23. В оз. Орог в период исследований увеличиваются разнообразие и количественные характеристики донных сообществ; наблюдаются межгодовые флуктуации этих показателей, связанные с изменением характеристик воды. Состав и структура сообществ макробеспозвоночных оз. Тацын-Цаган характеризуют его как временный водоем и в каждом году определяются площадью озера и характеристиками воды, которые, в свою очередь, зависят от режима заполнения котловины. По данным 2014 г., когда оз. Тацын-Цаган впервые залилось водой после сухого периода, рассчитаны соотношения полов и средние индивидуальные массы тела полов трех видов *Spinicaudata*, синтопно встречавшихся во время вспышки развития данной группы ракообразных.

Ключевые слова: пульсирующие озера, режим водности, площадь озера, Западная Монголия, макрозообентос, нектон, число видов, численность, биомасса, *Spinicaudata*.

Прокин, А.А. и др., 2019. Макробеспозвоночные пульсирующих озер Монголии. *Трансформация экосистем* 2 (3), 63–75.

Введение

Долина Озер в Западной Монголии – межгорное понижение в Центральной Азии, разделяющее горы Хангая и Гобийского Алтая, в котором конечными водоемами стока являются четыре озера: Бон-Цаган, Орог, Тацын-Цаган и Улан. Первое из них не пересыхает, остальные являются пульсирующими, то есть характеризуются периодически-

ми изменениями уровня грунтовых и поверхностных вод, что проявляется в чередовании режима водности. На основании долговременных наблюдений были выделены сухой (3–6 лет), переходный (2–4 года) и влажный (10–30 лет) периоды. В сухой период озера полностью пересыхали. В переходный – заполнялись лишь на короткий летний период, пересыхая к осени. Во влажный период озера

были стабильно заполнены водой (Дгебуадзе и др., 2014; Dgebuadze, 1995).

Для озер и некоторых других экосистем было описано существование нескольких (как минимум двух) устойчивых и относительно стабильных во времени состояний (van Nes et al., 2007; Scheffer et al., 2001 и др.). Было обнаружено, что для мелководных озер пусковым механизмом, обеспечивающим переход из «мутного, макрофитного» состояния в «чистое, планктонное», является резкое падение уровня в летний период (van Geest et al., 2007; Scheffer and Jeppesen, 2007). Для пойменных озер показано, что период поемности определяет количественные характеристики сообществ макрозообентоса (Prokin and Seleznev, 2018). В гиперсоленых озерах изменения солёности, связанные с водностью года, также определяют то или иное альтернативное состояние экосистемы, в том числе на уровне общего видового богатства (Шадрин, 2013). Таким образом, динамика уровня режима может изменять не только характеристики отдельных сообществ гидробионтов, но и общее направление экологической сукцессии экосистемы по механизму гистерезиса, или «демутационных смен» (термин по: Разумовский, 1981).

В связи с этим изучение гидробиологического режима пульсирующих озер, для которых характерны многолетние циклические изменения водности, представляет значительный интерес, особенно в период климатических изменений и антропогенной трансформации экосистем, весьма наглядно проявляющейся в аридных условиях Центральной Азии. Целью нашей работы было описать формирование сообществ макробеспозвоночных и проанализировать многолетнюю динамику этих сообществ в связи с изменениями характеристик озер Орог и Тацын-Цаган.

Материал и методы

Метеоинформация получена с сервера <http://www.meteomanz.com/> для г. Баянхонгор (Observación..., 2019), код метеостанции 44287. Рассчитаны сумма осадков с апреля по август, мм (*Prec.*, mm), средние среднесуточные температуры воздуха с апреля по август (*Tav*, °C), количество дней с осадками > 1 мм с апреля по август (*Days prec. > 1 mm*), максимум месячных сумм осадков, выпавших в период с апреля по август, мм (*Prec. max*, mm). Данные получены в виде сырых массивов SYNOP / BUFR с сервера NOAA и рассчитаны по модели прогнозирования GFS 0.5°.

Оз. Орог было обследовано в 2010 и 2013–2018 гг., оз. Тацын-Цаган – в 2014–2018 гг.

Площади озер в дату исследований вычислены по спутниковым снимкам Landsat 4–5 TM C-1 Level 2, Landsat 8 OLI / TIRS C1 Level 1, 2 (Earth Explorer, 2019). Для всех отобранных снимков проводилась атмосферная коррекция при помощи мо-

дуля SCP программы Quantum GIS. Для снимков Landsat 8 проводился паншарпенинг для увеличения их разрешающей способности. Все каналы были сгруппированы в один. Дальнейшая обработка полученного псевдоцветного изображения (для удобства визуализации водной поверхности) заключалась в изменении порядка каналов – 2–4–1. Площадь озер считалась в ручном режиме. На основании анализа спутниковых снимков для пересыхающего оз. Тацын-Цаган в каждый год исследований рассчитывался период, в течение которого озеро было наполнено водой к дате отбора проб.

Физические и химические характеристики воды измерялись портативным зондом «YSI-85». Анализировалась температура воды (*Tw*, °C), электропроводность (*EC*, мкСм/см) и водородный показатель (pH).

Количественные пробы макрозообентоса отобраны в конце июля – начале сентября ковшевым дночерпателем Петерсена с площадью захвата 0.025 м² (2010, 2016 гг.), коробчатым дночерпателем ДАК-100 (2013–2015 гг.) и дночерпателем Экмана – Берджа (2017, 2018 гг.) площадью 0.01 м², по два подъема на 1 пробу. Пробы нектона в оз. Тацын-Цаган в 2014, 2016–2018 гг. были собраны 10-кратным протаскиванием сачка Бальфура-Брауна площадью 0.25 м² на расстояние 4 м на двух веревках, одна из которых крепилась к нижней части рамы, вторая – к ручке. В двух изучаемых озерах обследовались открытая литораль вне зарослей макрофитов на глубинах 0.2–0.5 м в разные годы, заросли тростника в литорали (глубины 0.3–0.7 м), пелагиаль/профундаль в центральной части озер, где глубина составляла 0.5–1.5 м. Для изучения макрозоофитоса в оз. Орог в 2014, 2016 и 2018 гг. обследовались заросли *Stuckenia* sp., а в 2014 г. – также нитчатые водоросли.

Всего было отобрано и обработано 36 проб макрозообентоса, 12 – нектона и 4 – макрозоофитоса. Кроме того, в исследуемых озерах проводились качественные сборы водных макробеспозвоночных с помощью кошени сачком Бальфура-Брауна.

Были рассчитаны численность (*N*, экз./м² – для макрозообентоса, экз./м³ – для нектона, экз./кг сырой массы растения – для макрозоофитоса), биомасса (*B*, г/м² – для макрозообентоса, г/м³ – для нектона, г/кг сырой массы растения – для макрозоофитоса), число видов (*n*).

Анализ мощности для линейных моделей проводился с использованием уровня значимости 0.05, мощности теста 90% и коэффициента детерминации модели $R^2 = 0.15$. Размер эффекта (Cohen, 1988) вычислялся как $R^2/(1-R^2)$ и составил 0.18. Необходимый объем выборки составил 60 измерений.

Поскольку имеющийся материал недостаточен, зависимость количественных характеристик гидробионтов от параметров среды устанавливалась с помощью точного перестановочного регрессион-

Табл. 1. Метеорологические данные для водосбора озер Орог и Тацын-Цаган (г. Баянхонгор).

Показатель	Год						
	2010	2013	2014	2015	2016	2017	2018
<i>Prec.</i> , mm	149.5	134.4	164.5	144.6	398.6	83.7	192.8
<i>Tav</i> , °C	12.20	12.54	12.66	12.68	12.60	14.60	14.08
<i>Days prec. > 1 mm</i>	28	23	33	23	37	21	24
<i>Prec. max</i> , mm	43.5	46.5	66.3	78.7	170.7	34.5	116.2

ного анализа. Также использовался коэффициент корреляции Пирсона, уровень значимости которого определялся перестановочным тестом. Сравнения коэффициентов корреляции между озерами проводились с использованием Z-преобразования Фишера. Все расчеты сделаны в среде статистического анализа R 3.5 с использованием пакетов «rwig», «lmPerm» и «RVAideMemoire». Исходные данные доступны по ссылке: www.ibiw.ru/upload/staff/267/mongol_lakes.zip.

Результаты

По сумме осадков в ряду изученных лет выделялись многоводный 2016 г. и маловодный 2017 г. (Табл. 1), что объясняется скорее максимумом осадков, чем количеством дней с осадками (Табл. 1). Средние температуры увеличились в 2017–2018 гг. по сравнению с предыдущими годами (Табл. 1).

В период наших исследований (2010, 2013–2018 гг.) оз. Орог впервые наполнилось водой после пересыхания в 2010 г., но к осени пересохло. В последующие годы процесс заполнения продолжился и озеро уже не пересыхало – то есть с 2011 г. начался влажный период его существования. В период исследований площадь озера увеличилась с 28.5 до 85 км² (Табл. 2).

Озеро Тацын-Цаган в период исследований (2014–2018 гг.) ежегодно наполнялось, но в некоторые годы пересыхало летом и/или осенью, что свидетельствует об увеличении продолжитель-

ности переходного периода по сравнению с данными предыдущих исследований (Dgebuadze, 1995). Учитывая зимнее промерзание до дна, оз. Тацын-Цаган в период исследований можно отнести к временным водоемам.

Для данного озера в исследуемый период была характерна следующая картина сезонной динамики. После ледостава в озеро первыми поступают воды ледников с близлежащего хребта Маянган Ямаат, и котловина озера начинает заполняться водой с его юго-западной части, что происходит, как правило, в первой декаде апреля (Рис. 1В). Далее, в зависимости от развития метеорологического сценария, либо в озеро могут поступить воды с водосбора р. Тацын, либо оно пересыхает к началу-середине мая (Рис. 1С, D), превращаясь в содовую рапу большей или меньшей обводненности (2011, 2012, 2014, 2016, 2018 гг.). Такое состояние может сохраниться до второй–третьей декады июля. Именно в это время начинаются обильные дожди, и озеро быстро заполняется водой (Рис. 1Е, F). При этом в приустьевой части р. Тацын и непосредственно в дельте развиваются заросли тростника (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., 1840), которые выделяются на спутниковых снимках зеленым ярким пятном (Рис. 1Е, F). До своих обычных границ озеро заполняется за короткий период, в течение одной декады, и ко времени исследования (вторая–третья декада августа) мы застаем его наполненным водой.

Табл. 2. Некоторые характеристики озер Орог и Тацын-Цаган. «–» – озеро не обследовалось.

Год	Площадь в августе–сентябре, км ²		Продолжительность обводненности оз. Тацын-Цаган к дате отбора проб, сут.
	Орог	Тацын-Цаган	
2010	28.55	–	–
2013	87.62	–	–
2014	73.31	10.37	36
2015	64.85	8.17	132
2016	79.54	9.13	20
2017	85.14	7.66	114
2018	85.00	8.43	48

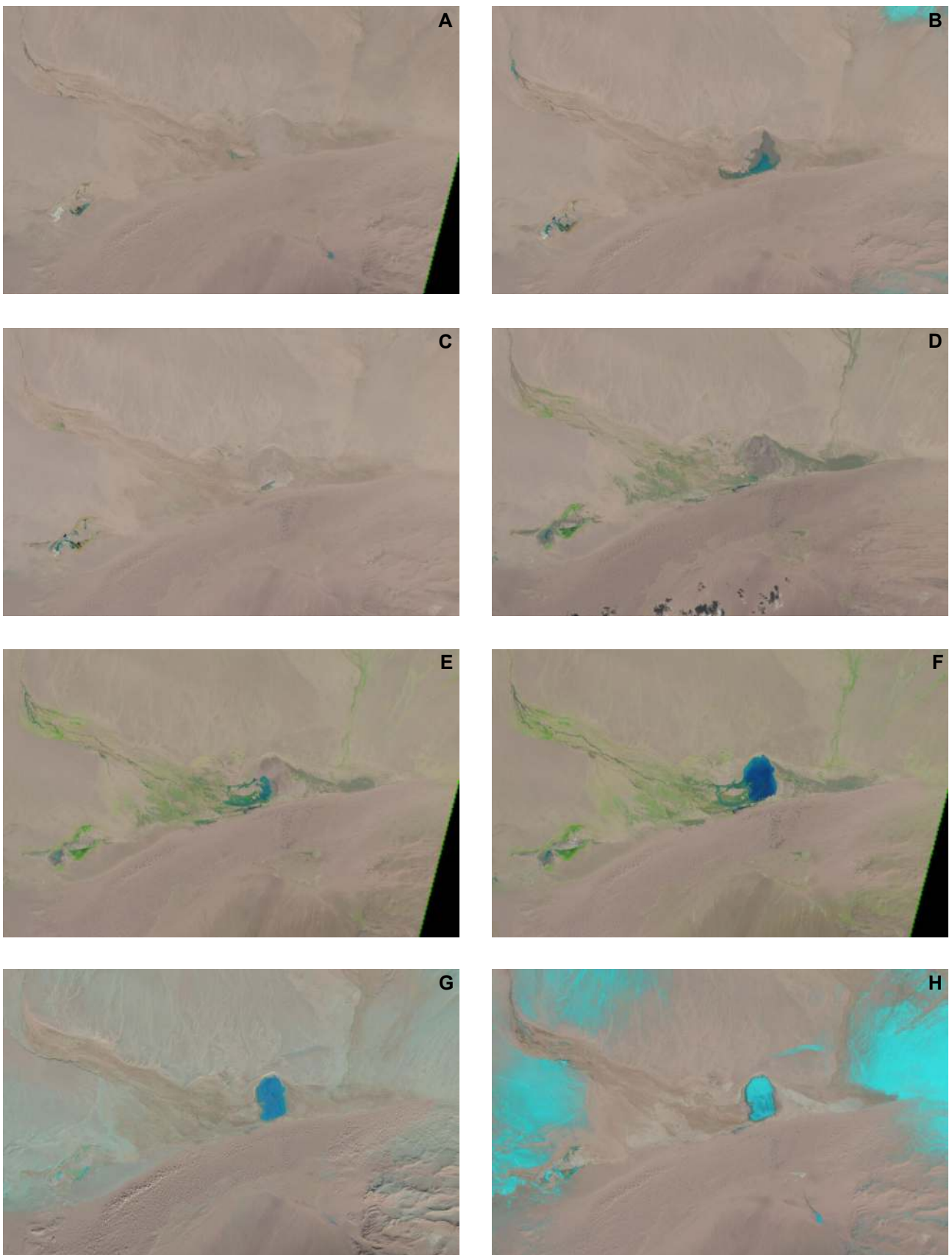


Рис. 1. Динамика заполнения котловины оз. Тацын-Цаган в 2018–2019 гг. по данным спутниковых снимков SENTINEL: **A** – 20.03.2018, **B** – 06.04.2018, **C** – 01.05.2018, **D** – 15.07.2018, **E** – 07.08.2018, **F** – 17.08.2018, **G** – 12.12.2018, **H** – 17.03.2019.

Например, в последний исследуемый год (2018) благодаря обильным осадкам озеро быстро наполнилось с полного отсутствия воды до площади в 8.43 км² (Рис. 1G), так как за 18 дней конца июля – середины августа выпало 118 мм осадков. В таком состоянии оно может уйти в ледостав (Рис. 1H), а при условии, что было недостаточно большое количество осадков в последующий период, – снова трансформироваться в рапу либо (Рис. 1A) совсем высохнуть (2011, 2013, 2015, 2017 гг.). Период ледостава продолжается с конца ноября до середины марта. Очень интересная закономерность может наблюдаться при смене многоводного года мало-водным. Так, в 2016 г. на водосборе р. Тацын выпало самое большое количество осадков за исследуемый период, в результате чего озеро осенью не пересохло и ушло в ледостав. В 2017 г., несмотря на рекордно малое количество осадков, озеро в течение вегетационного периода просуществовало в наполненном состоянии, пересохнув лишь к осени. В конце второй декады марта 2018 г. озеро наполнилось ледниковой водой (Рис. 1A), сохранившейся с 22 марта по 1 мая. Далее озеро высохло и начало снова появляться 25 июня. С этого момента и по март 2019 г. озеро было заполнено водой.

В большинстве случаев температуры воды в пелагиали (центре озера) были ниже, чем в открытой литорали и зарослях тростника. Межгодовые изменения температур воды более заметны в мелководном оз. Тацын-Цаган (Табл. 3), где они значительно выросли в период 2017–2018 гг., когда озеро характеризовалось минимальной площадью (Табл. 2) и глубиной.

Электропроводность, как и температура, в основном снижалась от литорали к пелагиали (Табл. 3). В оз. Орог на фоне небольшого уменьшения площади озера (Табл. 2, 3) электропроводность в 2015 г. возросла вдвое по сравнению с предыдущим годом, а в оз. Тацын-Цаган в 2017 г. она возросла более чем в 4 раза в сравнении с 2016 г., что можно объяснить уменьшением площади водоема из-за снижения количества осадков и повышения температуры воздуха в этот период (Табл. 1, 2, 3). В целом для оз. Орог характерен более стабильный режим электропроводности с максимальным разбросом значений за период исследований в 3 раза. В то же время межгодовые различия в оз. Тацын-Цаган могут достигать 12.7 раз (2017 и 2018 гг.), включая весь диапазон межгодовых различий оз. Орог и значительно вы-

Табл. 3. Физические и химические характеристики воды исследованных биотопов озер Орог и Тацын-Цаган. о. лит. – открытая литораль; трост. – заросли тростника в литорали; пел. – пелагиаль; «–» – озеро не обследовалось.

Показатель	Год	Озеро					
		Орог			Тацын-Цаган		
		о. лит.	трост.	пел.	о. лит.	трост.	пел.
<i>T_w</i> , °C	2010	23.2	–	–	–	–	–
	2013	21.9	–	18.8	–	–	–
	2014	22.1	21.1	21.0	18.2	18.9	18.2
	2015	17.9	18.1	18.8	14.7	14.5	14.4
	2016	21.5	21.2	20.3	21.2	20.5	19.6
	2017	21.9	21.9	21.0	28.4	28.4	28.2
	2018	27.7	26.4	24.7	29.2	29.5	29.6
<i>EC</i> , мкСм/см	2010	1900	–	–	–	–	–
	2013	1924	–	1861	–	–	–
	2014	2503	2383	2314	1613	1614	1592
	2015	5500	5550	5880	1710	1686	1735
	2016	3700	3710	3550	3270	2840	2850
	2017	2097	3000	2095	15006	15000	15000
	2018	4340	4080	4050	1439	1415	1180
pH	2010	9.00	–	–	–	–	–
	2013	8.94	8.92	8.94	–	–	–
	2014	8.92	8.9	8.94	8.82	8.85	8.85
	2015	8.96	8.96	8.96	9.01	9.01	9.01
	2016	8.64	8.64	8.64	8.44	8.40	8.42
	2017	8.46	8.46	8.46	8.87	8.87	8.87
	2018	8.86	8.88	8.90	8.68	8.70	8.80

ходя за него в сторону максимальных значений. В 2014, 2015, 2016 и 2018 гг. большими значениями электропроводности характеризовалось оз. Орог, а в 2017 г. – оз. Тацын-Цаган.

Водородный показатель минимально изменялся в ряду изученных биотопов и характеризовался большей многолетней стабильностью (Табл. 3), чем прочие характеристики воды озер. По значениям pH озера были очень близки, хотя и заметны некоторые различия в отдельные годы. Так, в 2014, 2016 и 2018 гг. большими значениями характеризовалось оз. Орог, а в 2015 и 2017 – оз. Тацын-Цаган.

Интересно, что в 2015 г. оз. Орог отличалось большей электропроводностью воды, но при этом меньшими значениями pH, чем оз. Тацын-Цаган. Возможно, это связано с попаданием в оз. Орог избыточного количества органических веществ с водосбора – например, экскрементов мелкого рогатого скота или растительного детрита с участков прибрежий, где идет заготовка тростника на сено для зимнего подкорма животных. Косвенно наше предположение подтверждается тем, что ранее для зоопланктона оз. Орог было показано: коэффициент трофности может определяться тем, насколько пастбища приближены к урезу воды (Крылов и др., 2011).

В период исследований в составе фауны макробеспозвоночных оз. Орог отмечено 27 видов, в том числе Chironomidae – 8, прочие Diptera – 3, Gastropoda – 4, Coleoptera – 5, а также по 1 виду Bryozoa, Oligochaeta, Hirudinida, Crustacea, Odonata, Heteroptera, Trichoptera. Исключительно по данным качественных проб зарегистрировано 6 видов (Табл. 4).

В 2010 г., в первый год заполнения озера после полного пересыхания, сообщества макрозообентоса еще не сформировались. На глинистых грунтах литорали были обнаружены лишь единичные экземпляры личинок хирономид (Табл. 4). В зарослях тростника, при доминировании *Procladius ferrugineus* (94.7% N, 89.7% B), найдены личинки двукрылых сем. Dolichopodidae (Прокин, 2014).

В 2013 г. в свободной от зарастания тростником литорали не было обнаружено донных беспозвоночных, а на более глубоком участке и в зарослях тростника макрозообентос был представлен единственным видом хирономид – *Chironomus anthracinus*, который достигал максимальных показателей обилия в зарослях (Табл. 5).

В 2014 г. увеличилось видовое богатство макрозообентоса ($n = 14$), общая численность и биомасса сообществ (Табл. 5). В открытой литорали основу количественных показателей составляли хирономиды *Tanypus punctipennis* (66.7% N, 29.3% B) и *C. anthracinus* (26.7% N, 68% B). В зарослях тростника хирономиды доминировали по численности за счет *Dicrotendipes nervosus* (69.2% N), уступая по биомассе мшанкам *F. sultana* (87% B), формирующим колонии на живых

и отмирающих побегах тростника. На наиболее глубоком участке обилие бентоса уменьшилось – как и в 2013 г., он насчитывал единственный вид *C. anthracinus*, представленный единичными экземплярами (Прокин и Жаворонкова, 2015).

В 2015 г. в литоральных сообществах единственными представителями макробеспозвоночных были мшанки *F. sultana*, а в наиболее глубоком участке доминировал *C. anthracinus* (83.3% N, 90.9% B), наряду с которым встречались олигохеты *Limnodrilus* sp. (Табл. 5).

В 2016 г. во всех биотопах макрозообентос был представлен единственным видом *C. anthracinus*, с максимальными показателями обилия в профундали (Табл. 5).

В 2017 г. в макрозообентосе озера зарегистрировано 3 вида, по 1 в каждом биотопе, с минимальными показателями обилия (Табл. 5). В открытой литорали единично встречены олигохеты *Limnodrilus* sp., в зарослях тростника – хирономиды *Dicrotendipes nervosus*, в профундали – хирономиды *Cryptochironomus* gr. *defectus*.

В 2018 г. в составе макрозообентоса выявлено 12 видов при максимальной общей численности и биомассе в зарослях тростника (Табл. 5) и минимальном обилии в открытой литорали. В этом сезоне в зарослях тростника ($n = 9$) доминировал *Tanypus punctipennis* (73.7% N, 80.2% B), в профундали ($n = 4$) – *T. punctipennis* (38.5% N, 42.9% B) и *C. anthracinus* (46.1% N, 42.9% B); в открытой литорали встречены лишь два вида (*Dicrotendipes nervosus*, *Dolichopodidae* sp.), представленные единичными экземплярами.

В 2014 г. были изучены сообщества фитオフィльных макробеспозвоночных, формирующиеся в зарослях рдеста *Stuckenia* sp. и в поверхностно-плавающих матах нитчатых водорослей. В сообществе макрозоофитоса рдеста выявлено 5 видов, общая численность составила 1083.6 экз./кг сырой массы растений при доминировании хирономид *Dicrotendipes nervosus* (51.2% N); общая биомасса – 3.01 г/кг сырой массы растений при доминировании *F. sultana* (72.1% B). В сообществе нитчатки ($n = 4$) общая численность макробеспозвоночных равна 91.77 экз./кг сырой массы растений при наибольшем участии личинок *Enochrus* sp. (36.8% N), *Cricotopus* gr. *sylvestris* (31.6% N), бокоплавов *Gammarus lacustris* (26.3% N). Общая биомасса составила 0.36 г/кг сырой массы растений при доминировании *Enochrus* sp. (55.5% B) и *Gammarus lacustris* (36.1% B) (Прокин и Жаворонкова, 2015).

В 2017 г. в зарослях *Stuckenia* sp. отмечены четыре вида макрозоофитоса при общей численности 353.5 экз./кг, биомассе 4 г/кг, с доминированием по численности хирономид *Cricotopus* gr. *sylvestris* (66.7% N), по биомассе – мшанок *F. sultana* (96% B).

В тех же зарослях в 2018 г. зарегистрированы 3 вида при общей численности 882 экз./кг, биомас-

Табл. 4. Таксономический состав населения макробеспозвоночных озер Орог и Тацын-Цаган. * – виды, обнаруженные только при помощи качественных сборов.

Таксон	Озеро	
	Орог	Тацын-Цаган
Bryozoa		
<i>Fredericella sultana</i> (Blumenbach, 1779)	+	–
Oligochaeta		
<i>Limnodrilus</i> sp. (juv.)	+	–
Hirudinida		
<i>Piscicola geometra</i> (Linnaeus, 1761)	+	–
Gastropoda		
<i>Radix parapsilia</i> Vinarski et Glöer, 2009*	+	–
<i>R. auricularia</i> (Linnaeus, 1758)*	+	–
<i>Gyraulus stelmachoetius</i> (Bourguignat, 1860)	+	–
<i>G. chinensis</i> (Dunker, 1848)	+	–
Crustacea		
<i>Eocyclus orientalis</i> Daday, 1913	–	+
<i>Caenesteria davidi</i> (Simon, 1886)	–	+
<i>Leptesteria dahalacensis</i> (Ruppell, 1837)	–	+
<i>Triops granarius</i> (Lucas, 1864)	–	+
<i>Gammarus lacustris</i> Sars, 1843	+	–
Hydracarina		
<i>Eylais extendens</i> Müller, 1776	–	+
<i>E. triarcuata</i> Piersig, 1899	–	+
Insecta		
Odonata		
<i>Ischnura elegans</i> (van der Linden, 1820)	+	+
<i>Coenagrion vernale</i> Hagen, 1839	–	+
Heteroptera		
<i>Paracorixa concinna</i> (Fieber, 1848)	–	+
<i>Sigara lateralis</i> (Leach, 1817)	–	+
<i>S. sibirica</i> Jaczewski, 1963	–	+
<i>S. seistanensis</i> (Distant, 1920)*	+	–
Corixidae spp. (nymphae)	–	+
Trichoptera		
<i>Triaenodes</i> sp.	+	–
Coleoptera		
<i>Nebrioporus hostilis</i> (Sharp, 1884)*	+	+
<i>Hygrotus confluens</i> (Fabricius, 1787)	–	+
<i>H. enneagrammus</i> (Ahrens, 1833)	–	+
<i>H. flaviventris</i> (Motschulsky, 1860)*	–	+
<i>H. parallelogrammus</i> (Ahrens, 1812)*	–	+
<i>Hygrotus</i> spp. (larvae)*	–	+
<i>Helophorus parajacutus</i> Angus, 1970*	–	+
<i>Enochrus quadripunctatus</i> (Herbst, 1797)*	+	–
<i>Enochrus</i> spp. (larvae)	+	–
<i>Berosus fulvus</i> Kuwert, 1888	–	+
<i>Berosus</i> spp. (larvae)	–	+
<i>Ochthebius subaeneus</i> Janssens, 1967	+	–
<i>O. perdurus</i> Reitter, 1899*	+	–
<i>Macrolea mutica</i> (Fabricius, 1792)	–	+
Chironomidae		
<i>Tanypus punctipennis</i> Meigen, 1818	+	–
<i>Procladius ferrugineus</i> Kieffer, 1919	+	–
<i>Cricotopus</i> gr. <i>sylvestris</i>	+	–
<i>Cryptochironomus</i> gr. <i>defectus</i>	+	–
<i>Cladopelma</i> sp.	+	–
<i>Dicrotendipes nervosus</i> (Staeger, 1839)	+	–
<i>Glyptotendipes paripes</i> (Edwards, 1929)	+	–
<i>Chironomus anthracinus</i> (Zetterstedt, 1860)	+	–
Прочие Diptera		
<i>Bezzia</i> aff. <i>kuhetiensis</i> Remm, 1967	+	–
Ephydriidae sp.	+	–
Dolichopodidae spp.	+	+
Всего:	27	23

Табл. 5. Видовое богатство и количественные характеристики макрозообентоса озер Орог и Тацын-Цаган. о. лит. – открытая литораль; трост. – заросли тростника в литорали; проф. – профундаль; «–» – озеро не обследовалось.

Показатель	Год	Озеро					
		Орог			Тацын-Цаган		
		о. лит.	трост.	проф.	о. лит.	трост.	проф.
<i>n</i>	2010	1	2	1	–	–	–
	2013	0	1	1	–	–	–
	2014	3	8	1	0	1	1
	2015	1	1	2	0	1	1
	2016	1	1	1	1	2	0
	2017	1	1	1	0	1	0
	2018	2	9	4	0	0	0
	<i>N, экз./м²</i>	2010	40	380	120	–	–
2013		0	850	250	–	–	–
2014		750	1300	50	0	100	100
2015		50	50	300	0	150	200
2016		20	40	300	50	850	0
2017		50	100	50	0	50	0
2018		100	3800	650	0	0	0
<i>B, г/м²</i>		2010	0.10	0.78	0.16	–	–
	2013	0	6.80	2.70	–	–	–
	2014	3.75	17.30	0.25	0	6.55	9.85
	2015	1.60	0.30	0.55	0	1.65	1.80
	2016	1.04	0.84	3.54	0.55	23.55	0
	2017	0.10	0.20	0.15	0	0.35	0
	2018	0.15	4.80	0.70	0	0	0

се 0.93 г/кг, с доминированием хирономид *Tanytus punctipennis* (71.1% *N*) и стрекоз *Ischnura elegans* (65.6% *B*).

В оз. Тацын-Цаган всего было обнаружено 23 вида макробеспозвоночных, из которых Coleoptera – 10, Crustacea и Heteroptera – по 4, Hydracarina и Odonata – по 2, Chironomidae – 1. Исключительно по данным качественных проб зарегистрировано 5 видов (Табл. 4). Общими с оз. Орог являются жесткокрылые *Nebrioporus hostilis* (Dytiscidae), стрекозы *Ischnura elegans* (Coenagrionidae) и личинки двукрылых семейства Dolichopodidae.

По данным количественных проб 2014 г., в гравийно-глинистой литорали на глубине 0.3 м макрозообентос отсутствовал, на тех же грунтах в зарослях тростника на глубине 0.7 м был выявлен единственный вид *Leptesteria dahalacensis*, численность которого составила 100 экз./м², биомасса – 6.55 г/м². В наиболее глубоком участке без зарослей тростника был обнаружен вид *Caenesteria davidi* численностью 100 экз./м² и биомассой 9.85 г/м² (Прокин и Жаворонкова, 2015).

Количественные пробы нектона показали более объективную картину распределения макро-

беспозвоночных в различных биотопах озера. Общая численность Spinicaudata на мелководьях составила 11.5 ± 5.7 экз./м³, в незаросших участках больших глубин – 2.5 ± 1.9 экз./м³, зарослях тростника – 15.2 ± 5.4 экз./м³. Данные по распределению биомассы нектона в 2014 г. приведены на рис. 2.

Таким образом, обилие Spinicaudata – массовой группы нектона озера – в 2014 г. было достоверно выше в зарослях тростника и на более прогреваемых участках мелководной литорали, чем на больших глубинах вне зарослей. Данные учетов показывают, что для Spinicaudata традиционная оценка обилия макробеспозвоночных с помощью дночерпательной съемки может давать некорректные результаты, либо завышая (на пелагиали), либо занижая (на открытой литорали) их истинное обилие (Прокин и Жаворонкова, 2015).

Собранный материал позволил получить предварительные данные о соотношении полов двух из трех синтопно обитающих в озере видов Spinicaudata и об их средней индивидуальной массе (Табл. 6). По общему числу собранных экземпляров *Leptesteria dahalacensis*, *Eocyzicus orientalis* и *Caenesteria davidi* были представлены в

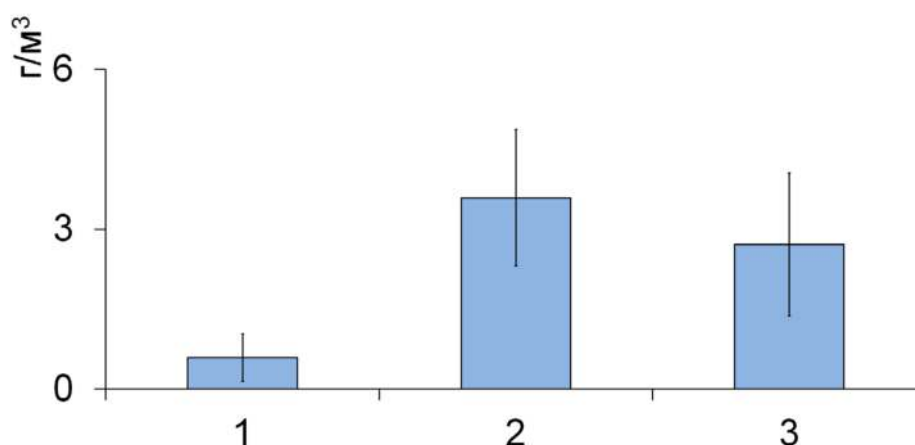


Рис. 2. Биотопическое распределение биомассы Spinecaudata оз. Тацын-Цаган в 2014 г.: 1 – пелагиаль на глубине 0.7 м; 2 – заросли тростника на глубине 0.7 м; 3 – литераль на глубине 0.3 м.

пропорции 1:8:26.7. Для *E. orientalis* соотношение полов оказалось близким к 1:1 при более высокой средней массе самцов. Соотношение самцов и самок *C. davidi* составило 1:2 также при более высокой средней массе самцов. Вероятно, более высокая индивидуальная масса самцов Spinecaudata объясняется тем, что самки расходуют значительную часть энергии на продуцирование яиц (Прокин и Жаворонкова, 2015).

В 2015 г. макрозообентос озера был представлен единственным видом хирономид *Chironomus anthracinus* в профундали и зарослях тростника. В открытой литорали донные макробеспозвоночные не обнаружены (Табл. 5).

В 2016 г. макрозообентос был представлен двумя видами ракообразных в открытой литорали и зарослях тростника, в профундали донных беспозвоночных не встречено. В зарослях, где зарегистрированы максимальные показатели обилия (Табл. 5), обнаружены оба вида, причем вид *Caenesteria davidi* доминировал по численности (88.2% *N*), а *Triops granarius* – по биомассе (63.7% *B*). В открытой литорали встречен лишь *C. davidi*, представленный единичными экземплярами.

В нектоне в этом году также обнаружено 2 вида (*C. davidi* и *Paracorixa concinna*) в тех же биотопах, но здесь максимальным обилием ор-

ганизмов отличалась пелагиаль за счет развития единственного вида *C. davidi* (Табл. 7). В зарослях ($n = 2$) количественное развитие нектона было существенно ниже (Табл. 7) при доминировании *C. davidi* (88.9% *N*, 85.7% *B*).

В составе макрозообентоса озера в 2017 г. были обнаружены лишь личинки семейства Dolichopodidae, представленные единичными экземплярами в зарослях тростника. В нектоне 2017 г. встречено 11 видов насекомых с максимальным видовым богатством и обилием в зарослях тростника (Табл. 7), где доминировали клопы – нимфы Corixidae (54.6% *N*, 41.5% *B*) и имаго *Paracorixa concinna* (30.8% *N*, 45.3% *B*). В открытой литорали встречено 5 видов нектонтов при доминировании *P. concinna* (46.4% *N*, 78.3% *B*), в пелагиали – 7 видов при доминировании нимф Corixidae (46.4% *N*, 30% *B*), *Sigara sibirica* (26.4% *B*) и *S. lateralis* (20.9% *B*). Общая численность и биомасса нектона в открытой литорали и пелагиали были сходными (Табл. 7).

В 2018 г. во всех обследованных биотопах макрозообентос не обнаружен, а в составе нектона зарегистрировано 3 вида гетеротопных насекомых, встреченных лишь в зарослях тростника (Табл. 7), при доминировании клопов-гребляков *P. concinna* (40% *N*, 47.4% *B*) и жуков-водолюбов *Berosus fulvus* (40% *N*, 31.6% *B*).

Табл. 6. Количество экземпляров и средняя индивидуальная масса Spinecaudata оз. Тацын-Цаган в 2014 г.

Вид	Пол	экз.	г/экз.
<i>Eocyzicus orientalis</i>	♂♂	38	0.047
	♀♀	34	0.032
<i>Caenesteria davidi</i>	♂♂	80	0.052
	♀♀	160	0.033
<i>Leptesteria dahalacensis</i>	♂♂	7	0.045
	♀♀	2	0.019

Табл. 7. Видовое богатство и количественные характеристики сообществ нектона оз. Тацын-Цаган. о. лит. – открытая литораль; трост. – заросли тростника в литорали; пел. – пелагиаль.

Показатель	Год	Биотоп		
		о. лит.	трост.	пел.
<i>n</i>	2014	3	3	3
	2016	1	0	2
	2017	5	9	7
	2018	0	3	0
<i>N</i> , экз./м ³	2014	46	60.8	10
	2016	19.6	0	3.6
	2017	2.8	54.2	2.8
	2018	0	0.5	0
<i>B</i> , г/м ³	2014	2.79	3.58	0.59
	2016	0.14	0	0.04
	2017	0.01	0.49	0.01
	2018	0	<	0

Обсуждение

По мере заполнения оз. Орог и увеличения заиления грунтов в 2010–2014 гг. в литоральных сообществах увеличилось видовое богатство и показатели обилия макрозообентоса, затем в 2015–2017 гг. видовое богатство и количественное развитие сообществ снизились, снова увеличившись в 2018 г. (Табл. 5). Помимо хирономид, в период исследований в составе макрозообентоса появились мшанки, пиявки, моллюски, ручейники и жуки. На наибольших глубинах профундали сформировались моновидовые группировки *Chironomus anthracinus*, а затем стали встречаться хирономиды *Cryptochironomus gr. defectus*, *T. punctipennis* и олигохеты *Limnodrilus* sp. В формировании фитофильных сообществ участвовали мшанки, ракообразные *Gammarus lacustris*, стрекозы *Ischnura elegans*, личинки жуков-водолюбов рода *Enochrus* и двукрылые семейств Chironomidae, Ceratopogonidae и Ephydriidae. Более высокими показателями обилия макробеспозвоночных, по сравнению с плавающими матами нитчатых водорослей, характеризовались заросли *Stuckenia* sp.

Низкие показатели обилия макрозообентоса, вероятно, характерны для оз. Орог, так как в 1991 г. здесь отмечались исключительно хирономиды при низких показателях обилия (Дулмаа и др., 1994), а в августе 2004 г. обнаружены жуки, хирономиды и мокрецы (всего 6 видов) при колебаниях общей численности сообществ от 200 до 400 экз./м², биомассы – от 0.6 до 2.36 г/м² (Щербина и Аюушсурэн, 2007). Снижение видового богатства и количественных характеристик макрозообентоса озера, начавшееся в 2015 г., может быть связано с увеличением электропроводности (в 2014 г. в среднем для озера $EC = 2400$ мкСм/см, в 2015 г. – $EC = 5643$ мкСм/см), хотя в 2018 г. при также высокой средней электро-

проводности ($EC = 4156$ мкСм/см) в озере зарегистрировано высокое видовое богатство, максимальная средняя численность и высокая биомасса сообществ (Табл. 3).

Резкие межгодовые изменения состава и количественных характеристик сообществ макрозообентоса и нектона оз. Тацын-Цаган объясняются его функционированием как временного водоема в исследуемый период. Формирование макрозообентоса к моменту отбора проб, как правило, не успевает происходить, или же он бывает представлен нектонными и пелагобентосными видами ракообразных, характерными для временных водоемов (*Triops granarius*, *Spinicaudata*). Единственный год (2015), когда в бентосе были встречены хирономиды, характеризовался максимальным периодом обводненности озера к моменту взятия проб (132 дня). В то же время в 2018 г., когда период обводненности составил лишь 48 дней, макрозообентос вообще не был обнаружен, а нектон был представлен малым количеством гетеротопных видов с низкими показателями обилия в единственном биотопе. Нектон 2014 и 2016 гг. был представлен преимущественно ракообразными, а 2017–2018 гг. – насекомыми, в основном гетеротопными жуками и клопами. Причины такой перестройки нектонных сообществ могут быть связаны с интенсивным выеданием ракообразных водоплавающими птицами, а также с какими-то неочевидными факторами, которые отрицательно повлияли на продукцию и сохранение яиц *Spinicaudata*. В частности, в 2017 г. на фоне снижения количества осадков произошло более чем 4-кратное увеличение электропроводности воды озера (до 15000 мкСм/см) (Табл. 3), что, видимо, неблагоприятно отразилось на развитии ракообразных. В этих условиях преимущества при заселении

озера получили более устойчивые к данному фактору гетеротопные насекомые.

Сопоставления количественных характеристик гидробионтов с характеристиками воды по каждому биотопу показали значимую обратную зависимость численности и биомассы nekтона на открытой литорали оз. Тацын-Цаган от температуры воды (регрессионный коэффициент $b = -3.73$, уровень значимости $p = 0.042$, коэффициент детерминации $R^2 = 0.91$ и $b = -0.197$, $p = 0.042$, $R^2 = 0.6$). Обратная зависимость биомассы nekтона от температуры воды в оз. Тацын-Цаган без привязки к биотопам также оказалась значимой ($b = -0.135$, $p = 0.024$, $R^2 = 0.31$). Это объясняется слишком интенсивным прогреванием воды (до 29.6 °C) при малых глубинах, что вынуждает макробеспозвоночных концентрироваться в наименее прогреваемых биотопах, в частности, в зарослях тростника, которые также предоставляют дополнительные микробиотопы для избегания хищников и пищевые ресурсы в виде растительного детрита. Анализ количественных характеристик по всем биотопам показал значимую положительную зависимость числа видов nekтона в оз. Тацын-Цаган от электропроводности воды ($b = 0.0004$, $p = 0.002$, $R^2 = 0.7$) и кислотности ($b = 8.97$, $p = 0.033$, $R^2 = 0.36$). Корреляционный анализ подтверждает эти зависимости: наблюдается корреляция между числом видов nekтона и электропроводностью ($r = 0.84$, $p = 0.004$); числом видов и кислотностью ($r = 0.6$, $p = 0.018$); биомассой и температурой воды ($r = -0.56$, $p = 0.026$). Наблюдаемые закономерности объясняются большим видовым богатством и меньшей биомассой встреченных здесь в последние годы гетеротопных насекомых по сравнению с ракообразными.

Среди количественных показателей гидробионтов, усредненных по биотопам, значимая зависимость обнаружилась между биомассой бентоса в оз. Тацын-Цаган и количеством дней с осадками > 1 мм ($b = 0.5$, $p = 0.033$, $R^2 = 0.96$). Следует отметить, что все три исследованные характеристики влажности (сумма осадков за апрель–август, количество дней с осадками > 1 мм и максимум осадков) достоверно положительно скоррелированы между собой. Также вследствие бедности видового состава сообществ скоррелированы все количественные показатели бентоса в озерах. Поскольку никакой другой достоверной зависимости количественных показателей бентоса в оз. Тацын-Цаган от других характеристик влажности не обнаружено, мы склонны считать вышеуказанную зависимость случайной.

С помощью Z-преобразования Фишера мы сравнили коэффициенты корреляции между количественными характеристиками макробоентоса и характеристиками среды в двух озерах. Достоверные различия по биотопам показали зависимость численности от температуры воды ($r_1 = 0.45$ и $r_2 = -0.26$ для озер Орог и Тацын-Цаган соответственно,

значимость отличий $p = 0.044$) и зависимость числа видов от температуры воды ($r_1 = 0.43$, $r_2 = -0.4$, $p = 0.018$). По средним значениям также отличаются зависимости числа видов от температуры воды ($r_1 = 0.66$, $r_2 = -0.76$, $p = 0.039$) и зависимости биомассы от количества дней с осадками > 1 мм ($r_1 = 0.41$, $r_2 = 0.98$, $p = 0.032$). Статистически недостоверную, но достаточно высокую степень отличий показали корреляции численности и температуры воды ($r_1 = 0.75$, $r_2 = -0.51$, $p = 0.076$), а также общего числа видов и температуры воды ($r_1 = 0.68$, $r_2 = -0.59$, $p = 0.082$). Эти результаты носят нестрогий характер, так как к ним не применялась поправка на множественные сравнения. Из-за небольшого числа проб уровень значимости всех коэффициентов корреляции низок, и даже сравнительно мягкие поправки на множественные сравнения (Хольма, Хоммеля) приводят к уровню значимости отличий равным единице почти для всех сравнений.

Таким образом, сравнение коэффициентов корреляции показывает, что количественные показатели макробоентоса в двух озерах зависят от характеристик среды по-разному. В частности, макробоентос оз. Орог получает преимущества в более прогреваемых биотопах, а в оз. Тацын-Цаган, характеризующемся большим прогреванием водной толщи, – наоборот.

Таксономический состав макробеспозвоночных изученных озер значительно различается. В пересыхающем оз. Тацын-Цаган, в отличие от оз. Орог, не встречено гомотопных гидробионтов из групп Bryozoa, Oligochaeta, Hirudinida и Gastropoda, отмечено в 10 раз меньше видов хирономид. В то же время здесь обнаружены совершенно другие группы ракообразных, чем в оз. Орог, а также водяные клещи; кроме того, видовое богатство гетеротопных насекомых из отрядов Heteroptera и Coleoptera значительно выше, в 4 и 2 раза соответственно (Табл. 4).

Сравнение макробоентоса озер Орог и Тацын-Цаган в первый год заполнения котловины (2010 и 2014 гг. соответственно) показывает принципиально разные механизмы формирования фауны макробеспозвоночных. В оз. Орог сообщества формируются за счет хирономид, и лишь впоследствии в составе макробоентоса и фитофильных сообществ появляются другие таксономические группы, представленные наиболее широко распространенными в регионе видами. Вероятно, заселение этого озера, кроме имаго амфибиотических и водных насекомых, способных к миграциям по воздуху, идет за счет попадания беспозвоночных из впадающей в него р. Туин, а также из часто встречающихся в окрестностях гелокренов (Прокин и Жаворонкова, 2015).

В формировании населения макробеспозвоночных оз. Тацын-Цаган в первый год его существования (2014) ведущую роль играли виды, способные к переживанию сухого периода на стадии

покоящихся яиц (*Spinicaudata*, *Triops granarius*). Как правило, в одном водоеме не обитает более двух видов «Conchostraca» (Thiery, 1991), причем в рыбководных прудах и рисовых чеках *Eocyclus orientalis* часто встречаются вместе с *Leptesteria dahalacensis* (Добрынина, 2003). Синтопное обитание этих видов с *Caenesteria davidi*, отмеченное нами, ранее не указывалось и представляет несомненный интерес (Прокин и Жаворонкова, 2015). Встреченные здесь унивольтинные и бивольтинные виды водяных клещей р. *Eulais* (Eulaidae) – типичные обитатели временных и пересыхающих водоемов, куда они попадают на стадии личинки, расселяющейся на имаго водных насекомых (Heteroptera, Coleoptera). Половозрелые клещи и дейтонимфы – хищники, питающиеся планктонными ракообразными (Cook, 1974; Wiggins et al., 1980). То есть уже в первый год фазы заполнения котловины встречаются виды, расселяющиеся по воздуху (имаго *Nebrioporus hostilis*; личинки водяных клещей, форезирующие и паразитирующие на насекомых). Последний вектор вселения объясняет и нахождение личинок рода *Hygrotus* (Coleoptera, Dytiscidae), которые избегают развития в проточных условиях и, следовательно, не являются мигрантами из реки (Прокин и Жаворонкова, 2015). В дальнейшем фауна макробеспозвоночных озера обогащается гетеротопными жуками и клопами на фоне исчезновения ракообразных, которое, по нашему предположению, происходит вследствие резкого увеличения электропроводности воды в 2017 г. Хирономиды могут заселять озеро в периоды максимально стабильной в течение сезона водности (2015 г.), однако не выдерживают его дальнейшего пересыхания или промерзания до дна. Таким образом, в период исследований фауна данного озера отражает его статус временного водоема.

Выявленное нами увеличение продолжительности переходного периода в водном цикле оз. Тацын-Цаган по сравнению с данными предыдущих публикаций (Dgebuadze, 1995), вероятно, свидетельствует о серьезных климатических изменениях в регионе и требует дальнейших мониторинговых исследований.

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания (темы АААА-А18-118012690106-7, АААА-А18-118012690104-3), полевые исследования – в ходе работ гидробиологического отряда Совместной Российско-Монгольской Комплексной Биологической Экспедиции. Авторы благодарны сотрудникам ИБВВ РАН – Т.И. Добрыниной и О.Д. Жаворонковой за проверку определения *Spinicaudata*, *Hydracarina* и обсуждение текста; А.В. Крылову, Д.Б. Косолапову, Б. Мэндсайхан, А. Дулмаа, Ч. Аюшсурэну за помощь в проведении полевых работ.

Список литературы

- Дгебуадзе, Ю.Ю., Дулмаа, А., Мэндсайхан, Б., 2014. Ихтиофауна. В: Дгебуадзе, Ю.Ю. (ред.), Лимнология и палеолимнология Монголии (издание второе, дополненное). *Биологические ресурсы и природные условия Монголии. Труды Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ* **60**, 193–207.
- Добрынина, Т.И., 2003. Постэмбриональное развитие *Eocyclus orientalis* Daday, 1914 (Crustacea, Conchostraca, Cyzicidae). *Биология внутренних вод* **3**, 34–44.
- Дулмаа, А., Скворцов, В.В., Петухов, В.А., 1994. Зоопланктон и зообентос. *Лимнология и палеолимнология Монголии*. Наука, СПб, Россия, 122–131.
- Крылов, А.В., Мендсайхан, Б., Ганцоож, Б., 2011. Зоопланктон пересыхающего озера Орог (Монголия). *Биология внутренних вод* **2**, 43–45.
- Прокин, А.А., 2014. Макрозообентос в начале XXI века. В: Дгебуадзе, Ю.Ю. (ред.), Лимнология и палеолимнология Монголии (издание второе, дополненное). *Биологические ресурсы и природные условия Монголии. Труды Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ* **60**, 170–185.
- Прокин, А.А., Жаворонкова, О.Д., 2015. Водные макробеспозвоночные озер Орог и Тацын-Цаган (Западная Монголия) в начале периода стабилизации уровня режима. *Материалы международной конференции «Экосистемы Центральной Азии в современных условиях социально-экономического развития»*. Т. 2. Улан-Батор, Монголия, 90–93.
- Разумовский, С.М., 1981. Закономерности динамики биоценозов. Наука, Москва, Россия, 231 с.
- Шадрин, Н.В., 2013. Альтернативные устойчивые состояния озерных экосистем и критические солёности: есть ли жесткая связь? *Труды Зоологического ин-та РАН. Приложение №3*, 214–221.
- Щербина, Г.Х., Аюшсурэн, Ч., 2007. Структура макрозообентоса некоторых озер Монголии. *Биология внутренних вод* **2**, 62–70.
- Cohen, J., 1988. Statistical power analysis for the behavioral sciences. Second Edition. Lawrence Erlbaum Associates Publishers, New York, USA, 567 p.
- Cook, D.R., 1974. Water mites. Genera and Subgenera. *Memoirs of the American Entomological Institute* **21**, 1–860.

- Dgebuadze, Yu.Yu., 1995. The land/inland-water ecotones and fish population of Lake Valley (West Mongolia). *Hydrobiologia* **303**, 235–245.
- Earth Explorer, 2019. U.S. Geological Survey (USGS). Web page. <https://earthexplorer.usgs.gov> (accessed: 24.06.2019).
- Geest, van, G.J., Coops, H., Scheffer, M., van Nes, E.H., 2007. Long transients near the ghost of a stable state in eutrophic shallow lakes with fluctuating water levels. *Ecosystems* **10**, 36–46.
- Nes, van, E.H., Rip, W.J., Scheffer, M., 2007. A theory for cyclic shifts between alternative states in shallow lakes. *Ecosystems* **10**, 17–27.
- Observación SYNOP/BUFR. Datos por años. 2019. Web page. <http://www.meteomanz.com/sy4?ind=44287&y1=2000> (accessed: 24.06.2019).
- Prokin, A.A., Seleznev, D.G., 2018. Interannual variations in species richness and quantitative parameters of macrozoobenthos in floodplain lakes of the Khoper Nature Reserve. *Inland Water Biology* **11** (1), 56–64.
- Scheffer, M., Carpenter, S.R., Foley, J., Folke, C., Walker, B., 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* **13**, 591–596.
- Scheffer, M., Jeppesen, E., 2007. Regime shifts in shallow lakes. *Ecosystems* **10**, 1–3.
- Thiery, A., 1991. Multispecies coexistence of branchiopods (Anostraca, Notostraca & Spinicaudata) in temporary ponds of Chaonia plain (western Morocco): sympatry or syntopy between usually allopatric species. *Hydrobiologia* **212**, 117–136.
- Wiggins, G.B., Mackay, R.J., Smith, I.M., 1980. Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary pools. *Archiv für Hydrobiologie* **58**, 97–206.

Macroinvertebrates of fluctuating lakes in Mongolia

Alexandr A. Prokin^{1,2*}, Alexandr I. Tsvetkov¹,
Dmitry G. Seleznev¹, Alexey S. Sazhnev¹

¹ I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok 109, Nekouz District, Yaroslavl Region, 152742 Russia

² Cherepovets State University, pr. Lunacharskogo 5, Cherepovets, Vologda Region, 162600 Russia

*prokina@mail.ru

The dynamics of the water budget of Orog Nuur and Taatsiin Tsagaan Nuur fluctuating lakes in the Valley of the Lakes (Western Mongolia) in the period 2010–2018 is studied. It is shown that Orog Nuur Lake has passed to the wet phase in its long-term cycle, while Taatsiin Tsagaan Nuur Lake is currently in a transitional phase, which in previous cycles lasted 2–4 years. The composition and long-term changes in the species composition and quantitative characteristics of macrozoobenthos and macrozoophytes of Orog Nuur Lake, and macrozoobenthos and nekton of Taatsiin Tsagaan Nuur Lake is studied. A total of 27 species of macroinvertebrates is recorded for Orog Nuur Lake and 23 species for Taatsiin Tsagaan Nuur Lake. During the study period, Orog Nuur Lake showed an increase in the diversity and abundance of benthic communities that exhibit multi-annual fluctuations due to changes in water level. The macroinvertebrate communities of Taatsiin Tsagaan Nuur Lake are typical of a temporary water body, in each year of research, being dependent on the area of the lake and water budget, which in turn depends on changing patterns of its filling. Based on data from 2014, when Taatsiin Tsagaan Nuur Lake was first filled with water after a dry phase, we calculated sex ratios and average individual body mass for each sex group of three syntopic species of Spinicaudata that experienced a sharp increase in abundance.

Keywords: fluctuating lakes, water level, lake area, Western Mongolia, macrozoobenthos, nekton, number of species, abundance, biomass, Spinicaudata.